



EKOLOGIE HUB

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Houby a jejich prostředí • Životní strategie a vzájemné působení hub
- Ekologické skupiny hub, saprofytismus (terestrické houby, detrit a opad, dřevo aj. substráty) • Symbiotické vztahy hub (ektomykorhiza, endomykorhiza, endofytismus, lichenismus, bakterie, vztahy se živočichy) • **Parazitismus** (parazité živočichů a hub, fytopatogenní houby, **typy parazitických vztahů**)
 - Houby různých biotopů (jehličnaté lesy, listnaté lesy, břízy a nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub



TYPY PARAZITICKÝCH VZTAHŮ

Základní ekologické rozdělení je na parazity obligátní (česky označované jako závazné) a fakultativní (příležitostné). Jak už ale bylo řečeno na závěr kapitoly o symbiózách, nelze striktně definovat ostré ekologické hranice (a to ani mezi parazitismem a saprotrofií) a i rozlišovací kritéria doznávala změn v průběhu času.

Dříve byla jako kritérium pro vymezení biotrofních parazitů brána kultivovatelnost na živných půdách. Je fakt, že biotrofy lze těžko pěstovat na živných půdách (na nebuněčné živné půdě je třeba simulovat i funkce buněk, např. průduchů) a omezeně na tkáňových kulturách (vlastně jde o pěstování buněk živé rostliny, ze kterých se biotrofně vyživuje parazit), nicméně například u snětí se dá vypěstovat kvasinkovité stadium, případně haploidní mycelium (ale už ne mycelium dikaryotické) – podle původní definice by snětí byly biotrofní, leč fakultativní parazité.

Obvykle nekultivovatelní jsou i biotrofní mykoparazité, kteří (s výjimkou těch, které tvoří makroskopické struktury) dosud dost unikali pozornosti a jsou v poslední době známí především z extrakcí DNA.

Obligátní parazité jsou **biotrofní** – žijí výhradně na živých hostitelích nebo jejich pletivech; typickými příklady jsou *Peronosporales*, *Taphrinales*, padlí, rzi, sněti nebo *Exobasidiales*. Nezpůsobují rychlé odumření pletiv (smrt hostitele by znamenala i jejich záhubu), zato často vyvolávají deformace orgánů a částí rostlin (obvykle spojené s jejich zvětšením).



Biotrofové ovlivňují fyziologické pochody v buňkách a pletivech hostitele (více než nekrotrofové, kteří jednoduše zabíjejí buňky, viz dále) – obvykle zvýšený přísun živin do napadených buněk (aby "uspokojily nároky" patogena), dochází ke zvýšení intenzity dýchání (oxidativního metabolismu), uvolňováním energie při rozkladu cukrů i ke zvýšení teploty v buňkách. Málo ovlivněna bývá transpirace, pokud nedojde při sporulaci parazita k protržení epidermis v místech vzniklých ložisek => pak nastává rychlá ztráta vody až vadnutí rostliny.

I když v souvislosti s vnikáním do buněk a případným rozrušením pletiva dochází k poškození hostitele, je obecně snahou biotrofních parazitů škodit hostiteli co nejméně – tvoří mycelium jen na povrchu těla hostitele nebo v mezibuněčných prostorách a nevytvářejí toxické metabolity, nanejvýš látky inhibující (*Ustilago violacea*) nebo častěji stimulující růst. V určitých případech si biotrofové mohou svého hostitele i "udržovat" – bylo zaznamenáno oddálení stárnutí rostlinných buněk napadených rzí po dobu její sporulace.

Častá je hostitelská specificita – obvykle na úrovni rodu (určitý druh parazita je schopen napadnout jedince z jednoho rodu rostlin, příkladem mohou být druhy rodu *Tilletia*), též může být parazit zaměřen na určitou ontogenetickou fázi hostitele (*Bremia lactucae* napadá klíčící rostlinky salátu). Vysoká specializace je podmíněna geneticky (vztahy gen hostitele – gen patogena); dosti často lze vysledovat koevoluci a "závody ve zbrojení" (vývoj "útočných schopností" parazita versus "obránných schopností" hostitele).

Bremia lactucae, symptomy na listech, sporangiofory se sporangii.

Foto I. Petrželová, M. Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/bremia-lactucae.html>

Foto vpravo dole Magnus Gammelgaard, <http://www.plante-doktor.dk/salatskimmel.htm>



© M.Sedlářová, 2004



© I.Petrželová, 2004



K hostitelské specifitě často přistupuje i specifita orgánová (*Plasmopara viticola* – listy, *Claviceps purpurea* – semeníky), ale na druhou stranu třeba některé *Peronosporales* nebo *Albuginales* způsobují systémové infekce celých prýtlů.

Dole: *Plasmopara viticola*, symptomy na svrchní straně listů, povlak mycelia na spodní straně, sporangiofory se sporangii.



Nahoře: „Námel“ *Claviceps purpurea* – stromata vyrůstající z pseudosklerocií, vzniklých přeměnou semeníků.



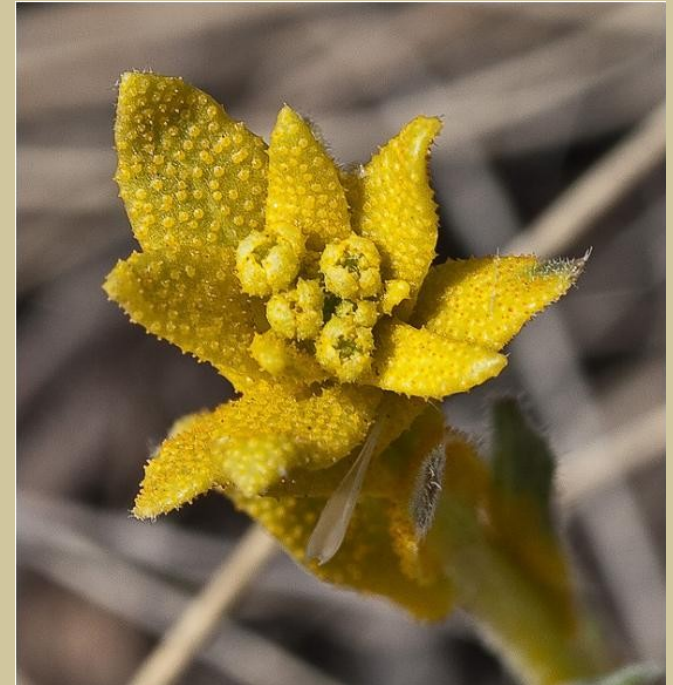
Některé rzi vytvářejí ze spermogonií tzv. falešné květy ("pseudoflowers"), které vábí hmyz tvarem a vůní (uvolňují aldehydy, aromatické alkoholy a estery); vůně jsou specifické pro konkrétní druh hmyzu, takže je vysoká pravděpodobnost, že přiletí správný opylovač daného druhu rostliny a je tak zajištěno šetření gamet.



Puccinia monoica

Foto Doug Waylett,

<http://www.flickr.com/photos/dougwaylett/3488852835/>



Zvětšení květů k nalákání opylovačů, kteří pak roznášejí i spory houby, způsobují třeba i *Exobasidium vaccinii* nebo *Monilinia vaccinii-corymbosi* (též biotrofní parazit na brusnicích); rostoucí hyfy této houby se navíc "tváří jako pylová láčka" – proniká do květu skrz bliznu, kde využívá pohodlnou cestu určenou pro pylovou láčku.

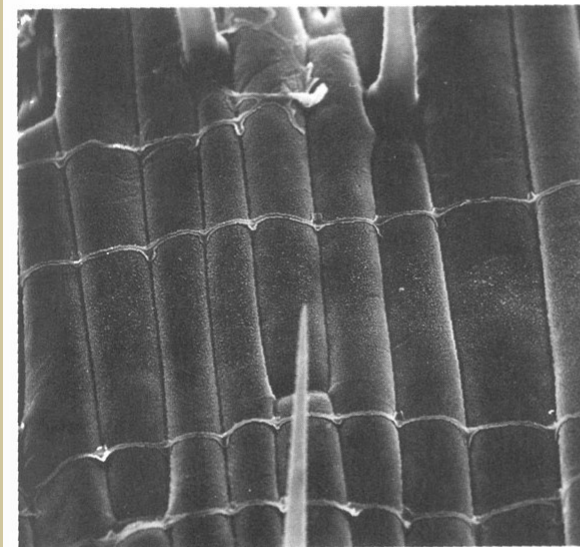
Exobasidium vaccinii

Foto Jeffrey Phippen, <http://www.duke.edu/~jspippen/fungi/mushrooms.htm>

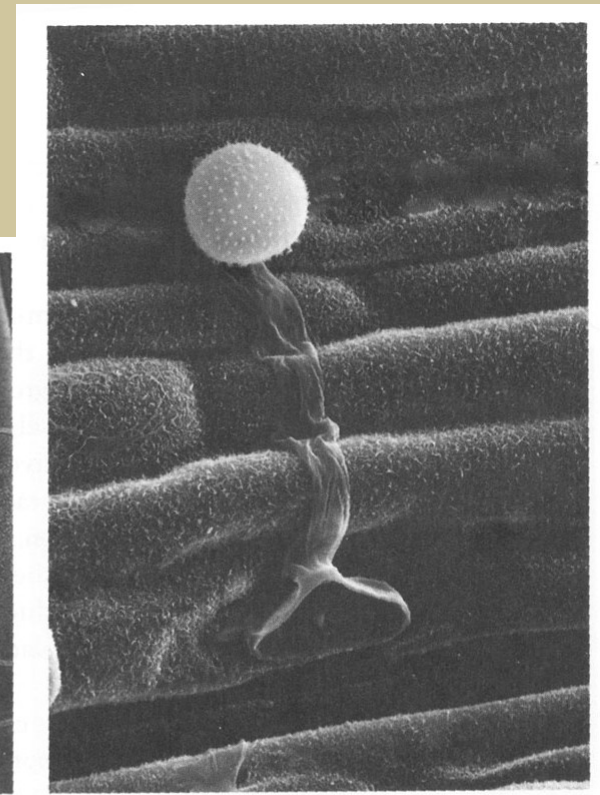
O **ektoparazitismus** jde, jestliže houba porůstá povrch rostliny (někteří parazité kolonizují oblast vně epidermis, ale pod kutikulou – hovoříme o subkutikulární infekci) a pouze vysílá haustoria do buněk epidermis (případně i mezofylu). Pro efektivnější a rychlejší šíření bývá často potlačeno pohlavní rozmnožování parazita (toto může platit pro ekto- i endoparazity).

Typický průběh nákazy je následující: spora na povrchu těla hostitele za příznivých podmínek (v první řadě vlhkostních) vyklíčí => mycelium se rozrůstá po povrchu – typický je thigmotropismus, vnímání povrchu rostoucí hyfou (růstová reakce je často taková, aby se zvětšila pravděpodobnost dosažení průduchu) ...

Thigmotropismus i chemotropismus určuje směr růstu hyf po povrchu listu k průduchu, s nímž se setkáme u ektoparazitů i pronikajících endoparazitů (viz zde).



(a)



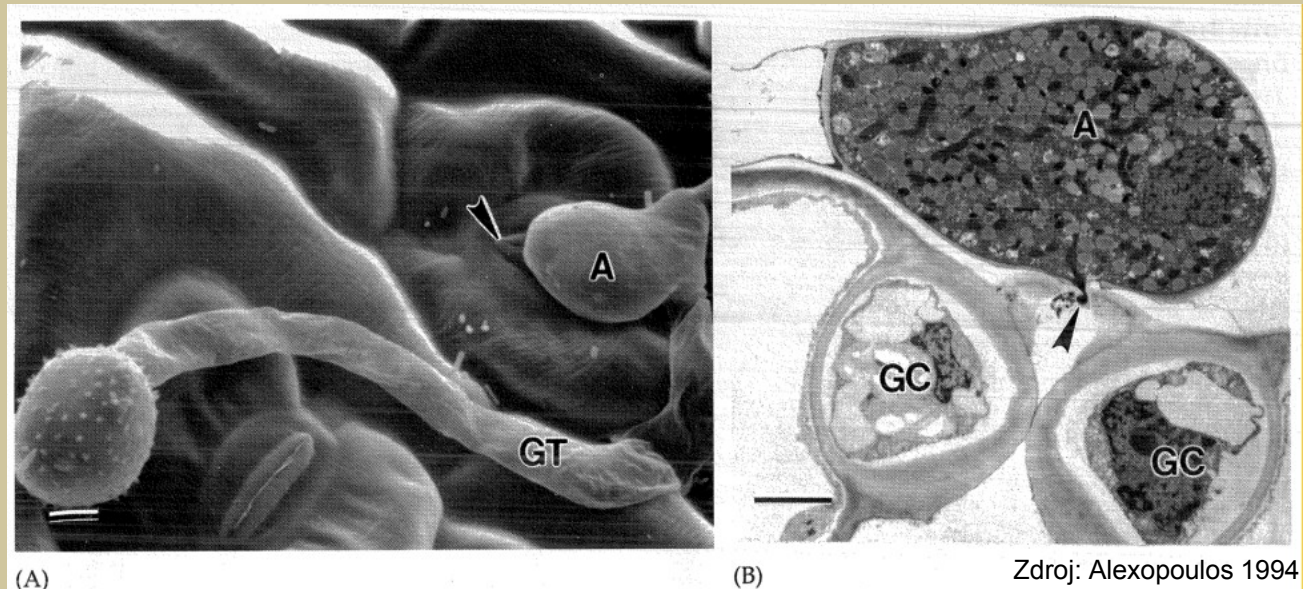
(b)

převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_6.ppt

Fig. 9.2 Directional growth of urediniospore germ tubes. (a) *Puccinia graminis tritici*, four germ tubes growing across a wheat leaf at right angles to the long axis of the leaf (from Lewis & Day, 1972, © British Mycological Society); (b) *Puccinia sorghi*, urediniospore on a maize leaf with the germ tube extending at right angles to the long axis of the epidermal cells. A terminal appressorium has formed over a stoma (photograph by W.K. Wynn, by courtesy of V.A. Wilmot).

Zdroj: Alexopoulos 1994

=> na hyfách se vytvářejí apresoria
=> z nich vyrůstají průnikové hyfy, pronikající skrz buněčnou stěnu (nebo do štěrbin průduchu) => vzniká haustorium, které v tomto případě neproniká do cytoplazmy, ale "tlačí" před sebou



(A) (B) Zdroj: Alexopoulos 1994
Figure 2-14 (A) SEM, of an appressorium (indicated by A) of a plant pathogenic fungus on a leaf surface. The appressorium developed from the tip of a germ tube (GT) that grew over a stoma. The guard cell lips are barely visible at the arrowhead. (B) TEM of an appressorium over a stoma. A tiny peg (arrow) had emerged from the appressorium and grown between the lips of the guard cells (GC). Bars = 2.5 μ m. [From Mims et al. (1989).] převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_6.ppt

cytoplazmatickou membránu => v mezeře mezi ní a buněčnou stěnou se hromadí živiny, které houba vstřebává.

Mezera mezi cytoplazmatickou membránou haustoria a hostitelské buňky se nazývá apoplast. V místě vniknutí haustoria do buňky se vytváří "krček" – obě membrány zde splývají, čímž je od okolí izolován "apoplastový kompartment" (s tvorbou "krčku" se setkáme u parazitů, ale ne u symbiontů, např. v případě arbuskulární mykorhizy).

Příkladem ektoparazitů jsou padlí (*Erysiphales*) nebo strupatky (*Venturia*), které si navíc pomáhají extracelulárními enzymy pro rozrušení kutikuly na povrchu listů nebo plodů (zde úspěšně napadají dozrávající plody, zatímco "hotovou" tukovou vrstvu už hyfy obvykle nepřekona).

Foto Jose Rodriguez, <http://www.mycolog.com/CHAP4b.htm>



Oidium sp. (konidiové stadium padlí) na povrchu pletiva trávy.

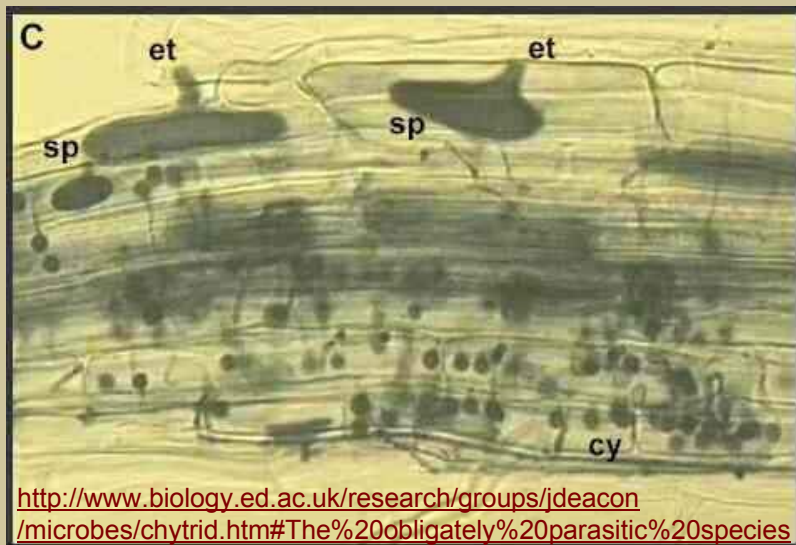


V případě **endoparazitismu** je průběh obdobný, leč mycelium se nerozrůstá jen na povrchu, ale prorůstá i mezibuněčnými prostory pletiv. Běžnými endoparazity jsou *Peronosporales*, *Taphrinales* nebo *Pucciniales*.

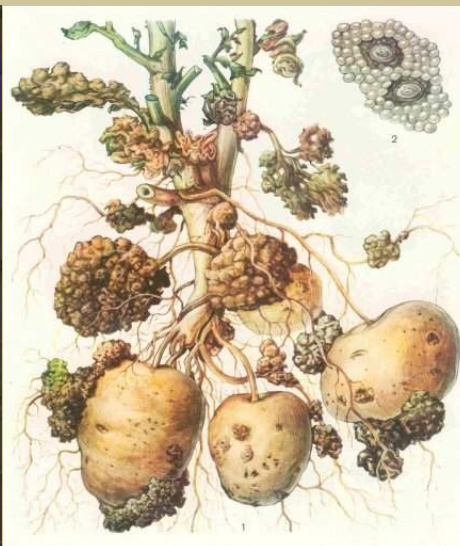
Haustoria slouží ponejvíce k čerpání živin (ale nemusejí být jediným prostředkem čerpání živin – např. tvořící se sklerocium *Claviceps purpurea* je vyživováno intercelulárním myceliem, které na bázi semeníku nahradilo pletivo rostliny).

Přímo do buněk hostitele vrůstají (celá stélka, nejen haustoria) **endobiotičtí parazité**, jako jsou *Olpidium* (dříve *Chytridiomycota*, dnes nejasné zařazení), *Synchytrium* nebo *Plasmodiophora* – neusmrcují napadené buňky, naopak indukují jejich zvětšování (hypertrofie) a množování (hyperplazie).

Olpidium brassicae (cysty a sporangia; **et** – exit tube, otvor ven), *Synchytrium endobioticum* (nádory a trvalá sporangia v pletivu hlízy), *Plasmodiophora brassicae* (hypertrofie kořenů).



<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/chytrid.htm#The%20obligately%20parasitic%20species>



© M. Sedlářová, 2004

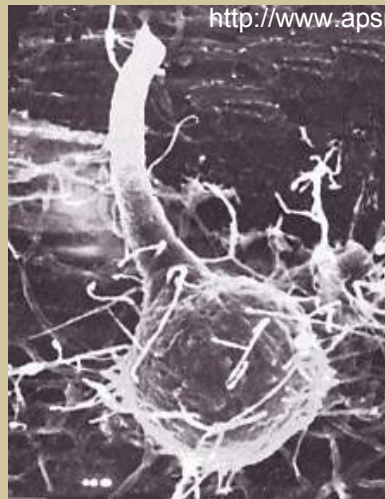
<http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/synchytrium-endobioticum.html>, <http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/plasmodiophora-brassicae.html>

Zvláštním případem endo-parazitismu je růst houby ve vodivých pletivech hostitele – příkladem jsou původci tracheomykózy jilmů *Ophiostoma novo-ulmi* nebo dubů *Ceratocystis fagacearum*, kteří kromě mechanického ucpávání vodivých drah též působí na rostlinu produkty svého metabolismu, vytvářejí viskózní látky a některé

tracheomykózní houby i toxiny. Jejich mycelium se rozrůstá v intercelulárách xylému (nikdy se nešíří floémem) a vytváří na sobě tisíce konidií (blastospor), které putují proudem látek ve vodivém pletivu a uchytí se o kus dál, kde zase vyklíčí v hyfy => následkem je omezení funkce vodivých pletiv.

Poznámka: Jako tracheomykózní jsou označovány houby parazitující výhradně ve vodivých pletivech (viz uvedené příklady), ačkoli do vodivých pletiv mohou pronikat i jiné parazity, způsobující např. systémové infekce.

Do pletiv parazity pronikají nejčastěji přirozenými otvory – průduchy (u bylin), lenticelami (v korkové vrstvě dřevin), v kořenovém systému pak kořenovými vlásky (zde je nejtenčí buněčná stěna).



Ophiostoma novo-ulmi, perithecium a konidiofory s konidiemi (takto volně se tvoří ve dřevě živých stromů, zatímco u mrtvých stromů se tvoří synnemata v borci a chodbách brouků pod ní).

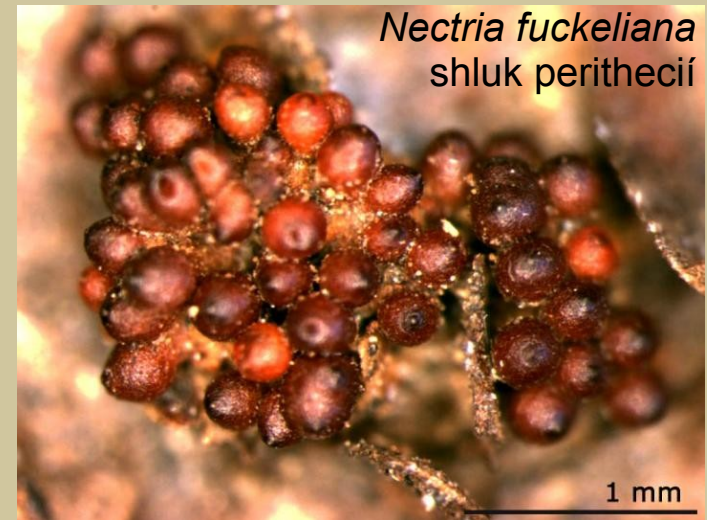
Fakultativní parazité jsou nejčastěji **saproparazité**, mající schopnost využívat jak živé, tak mrtvé tkáně hostitele (a žít i saprotrofně na zcela mrtvém substrátu). Tyto houby mají malou schopnost napadat zdravé dospělé jednice, úspěšně napadnou obvykle jen rostliny hodně mladé/staré nebo oslabené (poraněním, mrazem, nedostatkem výživy apod.).

Základním rozdílem oproti biotrofním parazitům je skutečnost, že hostitelské buňky jsou usmrceny vylučovanými enzymy nebo toxiny (jde tedy v principu o nekrotrofii). Většina fakultativních parazitů jsou **perthotrofové** (perthofyté) – organismy vyživující se z mrtvé tkáně dosud živého hostitele.

(Ani zde není pojetí pojmů zcela jednotné, např. Urban používal výraz perthotrofové

i pro nekrotrofní parazity, zatímco výrazem nekrotrofové označoval saprotrofy.)

Do této skupiny lze zařadit i půdní houby kolonizující povrch kořenů a žijící z odumírajícího nebo mrtvého pletiva, které se při oslabení obranyschopnosti rostliny (obvykle působením stresového faktoru) pomnoží a invadují i do živého pletiva; jejich množení může být eliminováno přítomností mykorhizního partnera nebo kompeticí jiných druhů (v rhizosféře si takto konkurují např. saprotrofní a parazitické druhy rodů *Rhizoctonia* nebo *Fusarium*).



Nectria fuckeliana
shluk perithecií

1 mm

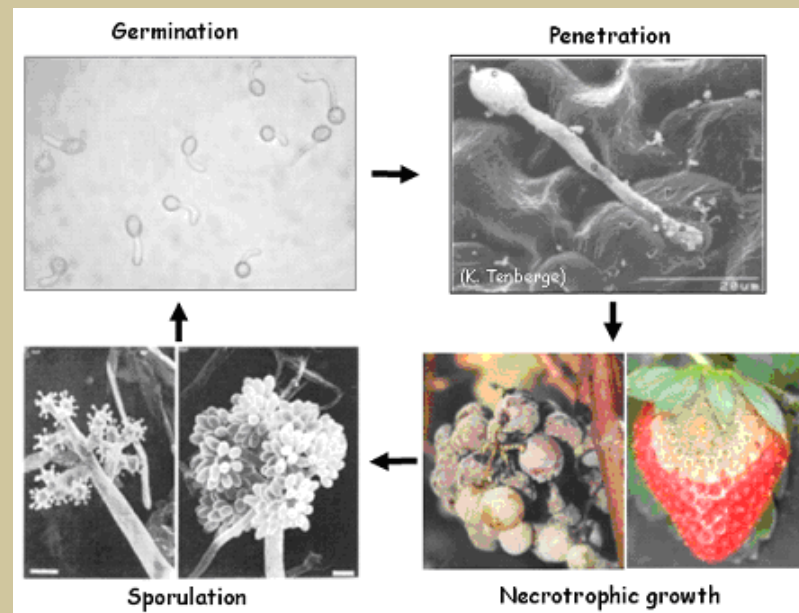
<http://www.padil.gov.au/pests-and-diseases/Pest/Main/136608>

Parazité nekrotrofní jsou takoví, kteří přímo napadají živé pletivo, buňky usmrtí a následně se z usmrcených buněk vyživují (nenajdeme u nich specifické struktury k proniknutí do buněk – ani je nepotřebují, když buňky rovnou zabíjejí).

Poznámka: Některé parazity nelze striktně zařadit mezi biotrofní nebo nekrotrofní, neboť mohou začít parazitovat na živých buňkách (prostřednictvím haustorií) a postupně nebo příležitostně je usmrtit (z biotrofů se tak mění na nekrotrofy až případně na saprotrofy) – takoví jsou označováni jako hemibiotrofní.

Nekrotrofové (typicky třeba *Botrytis cinerea*) nebývají tak hostitelsky specifictí jako biotrofní parazité a mohou působit buď lokálně (projevem jejich působení jsou leze, oblasti odumřelého pletiva, např. světlé lemy kolem stromat *Rhytisma acerinum*) nebo extenzivně => celkové napadení může vést i ke smrti celého hostitele.

Nahoře *Botrytis cinerea* (jde o anamorfu, sporulace = tvorba konidií),
dole stromata *Rhytisma acerinum* na listech *Acer platanoides*.



Normálně saprotrofní houby (například *Alternaria alternata*, ale může to být i případ *Botrytis cinerea*), které napadají hostitele s poškozeným krycím pletivem nebo oslabeného jiným patogenem, se stávají sekundárními parazity (*primární a sekundární parazitismus viz dále*), typicky nekrotrofními.

V případě nekrotrofního mykoparazitismu vyvstávají otazníky, do jaké míry je vztah k hostiteli parazitismem (sensu stricto) a do jaké míry se houba snaží v prostředí omezených zdrojů zbavit kompetitora, získat jeho likvidací substrát pro sebe anebo získat z hostitele jím získané živiny. Z tohoto pohledu mohou být "cílení zabíječi" (tedy nekrotrofní parazité v typickém výkladu tohoto pojmu) vlastně jen "velmi drsnými kompetitory".

Jako **hyperparazité** jsou označováni parazité parazitů, někdy až v několika úrovních – parazit jiného parazita může být sám zase parazitován (*Viscum album* – *Sphaeropsis visci* – *Xanthomonas* sp. – bakteriofág).

Uvedené je běžně užívané pojetí, nicméně v jiném významu se můžeme s termínem hyperparazit setkat pro parazity sekundární, terciární, ...

<http://www.forst.tu-muenchen.de>

[/EXT/LST/BOTAN/LEHRE/PATHO/PILZE/DARLUCA/darluca.html](http://www.forst.tu-muenchen.de/EXT/LST/BOTAN/LEHRE/PATHO/PILZE/DARLUCA/darluca.html)



Podíváme-li se mezi **makromycety**, nenajdeme zde žádné obligátní biotrofní parazity; naprostá většina z nich jsou parazité fakultativní (je možno použít termín saproparazité), a to zejména nekrotrofní.

Nejvíce je mezi nimi dřevokazných hub, zejména chorošovitých.

Mohou být specializované i na určité pletivo hostitele, například *Porodaedalea pini* rozkládá jen jádrové dřevo (vytváří se uprostřed starších stromů, tak po 50 letech) – neodčerpává tedy živiny z běli nebo kambia, ale snižuje pevnost kmene.

Ohňovec borový
(*Porodaedalea pini*, syn. *Phellinus pini*)

Foto Tomáš Příbyl,

http://www.zbelitovsko.cz/gh_kozovkovite.php



Spolehlivou ochranou proti houbám je borka – většina hub proniká do dřeva v místech jejího porušení (mechanické poranění, blesk, mrazové trhliny, hmyz); v tomto případě se jedná se o tzv. **sekundární parazity**.

Skrz kořeny jsou schopny pronikat jen druhy rodů *Heterobasidion* (kořenovník) a *Armillaria* (václavka) – tyto označujeme jako **primární parazity** (oproti parazitům sekundárním, pronikajícím pouze skrz porušenou borku při poranění apod.); jejich nákaza bývá úspěšná při oslabení dřevin vnějšími faktory (hmyz, imise, pokles spodní vody).

Kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*)



Václavka smrková (*Armillaria ostoyae*)

Vzácnější jsou parazitické houby na bylinách – například *Pleurotus eryngii* na kořenech miříkovitých a hvězdnicovitých, *Gymnopus androsaceus* (syn. *Setulipes androsaceus*) nalezená na živém vřesu nebo *Schizophyllum commune* na šlahounech jahodníku.

Vlevo hlíva máčková (*Pleurotus eryngii*),
vpravo klanolístka obecná (*Schizophyllum commune*),
nahore špička žíněná (*Gymnopus androsaceus*).



http://www.mykoweb.com/CAF/species/Schizophyllum_commune.html